Die weibliche Blüte von Juniperus communis L.

Eine ontogenetisch-morphologische Studie

von

stud. phil. **Bruno Kubart.**

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität in Wien.

(Mit 2 Tafeln und 8 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 6. Juni 1905.)

Seit Targioni Tozzetti im Jahre 1810 die Lehre von der Gymnospermie der Koniferensamenanlagen und 15 Jahre später Robert Brown ganz unabhängig vom ersteren die Lehre von der Gymnospermie der Samenanlagen der Gymnospermen begründet haben, sind fast hundert volle Jahre verstrichen. Ungezählt sind aber beinahe auch die Arbeiten, welche seither den Gymnospermen gewidmet wurden. Obwohl die Frage der Gymnospermie heute glücklicherweise bereits aus der Menge der Gymnospermenstreitfragen ausgeschaltet ist, so ist der Kampf und Streit um die Deutung der einzelnen Blütenteile bei den Gymnospermen heute noch ein heftiger und dies ganz besonders bei der großen Sammelklasse der Koniferen. Ich beabsichtige nicht im geringsten, an dieser Stelle eine zusammenfassende Darstellung der Geschichte dieses Streites zu geben, ich verweise vielmehr auf das bahnbrechende Werk Ed. Strasburger's: »Die Koniferen und die Gnetaceen«, 1872, welches eine Zusammenfassung in mustergültiger Weise enthält.

Im Vordergrunde dieses Wettstreites stehen jedoch wohl sicher die Ansichten A. Braun's und A.W. Eichler-Delpino's. A. Braun erklärt die Blütenzapfen der Koniferen für Infloreszenzen, Eichler-Delpino für Einzelblüten, natürlich jeder

von ihnen in seiner Weise. R. v. Wettstein[1] vertritt in neuerer Zeit den Standpunkt, daß man nicht alle Familien der Koniferen nach einem Schema beurteilen darf, und kommt auf Grund von vergleichenden Studien zu folgendem Resultat: Bei den *Taxaceae* und *Pinaceae* stehen die männlichen und weiblichen Blüten in Infloreszenzen, bei den *Cupressaceae* haben wir es jedoch bei den männlichen wie weiblichen Blüten mit endständigen Einzelblüten zu tun.

Bei einer Durchsicht der Koniferenliteratur findet man, daß sich die meisten Streitfragen an die Deutung der weiblichen Blütenzapfen der *Pinaceae* knüpfen, während ganz besonders die *Cupressaceae* vernachlässigt wurden. Der Ansicht, welche man über die *Pinaceae* gewonnen, wurden sie angepaßt.

Zu den *Cupressaceae* gehört auch *Juniperus*; in unseren Gegenden sehr leicht zu beschaffen ist die Art *Juniperus communis* L. der *Oxycedrus*-Sektion. Allgemein bekannt ist die schöne blaue Wacholderbeere. An der Spitze kleiner, mit braunen Hochblättern — welche ich wegen ihrer schuppenartigen Gestalt einfach Schuppenblätter nennen will — besetzter Sprößchen befindet sich je eine, bei *Juniperus communis* blaue, bereifte, beerenartige Frucht. Ihre Gestalt ist rundlich, mehr eiförmig. Diese fertilen Sprößchen stehen in der Achsel einer gewöhnlichen Wacholdernadel; die Schuppenblätter stehen in dreizähligen Wirteln wie die grünen Laubnadeln, die Wirtelzahl ist jedoch nicht konstant. Ich konnte fünf bis sieben Wirtel zählen, die Samenanlagen nicht gerechnet. Der unterste Wirtel wird scheinbar von dem grünen Nadelblatt, in dessen Achsel das Sprößchen steht, und zwei Schuppenblättern gebildet. Der Bau der Blüte selbst ist folgender: Auf den letzten Schuppenquirl folgen, mit diesem alternierend, drei Samenanlagen.[2] Späterhin schwellen die drei Schuppenblätter dieses letzten Wirtels auf der morphologischen Oberseite an und, die Samenanlagen einschließend, werden sie zu der sogenannten Wacholderbeere.

---

[1] v. Wettstein, Handbuch der system. Botanik, II. Bd., 1. T.

[2] Zum Vergleiche dienen die Abbildungen, wie sie z. B. bieten: Warming, Handbuch der systematischen Botanik, p. 187; Strasburger, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, p. 387, wiedergegeben nach Berg und Schmidt.

Strasburger[1] bezeichnet das Schuppenblatt, welches späterhin eine Anschwellung trägt, als »Deckblatt«, die Anschwellung selbst als »Fruchtschuppe«, beide zusammen als Schuppe. Dieser Terminologie will ich nun anfangs auch folgen, wenn auch, wie ich später zeigen werde, ich mich derselben nicht anschließen kann.

Die *Oxycedrus*-Sektion von *Juniperus* steht infolge der Stellung der Samenanlagen in ihren Blüten ganz einzig unter den Koniferen da, und der Fall heischt entschieden nach einer Erklärung.

Herr Prof. v. Wettstein betraute mich mit der Untersuchung dieser Erscheinung, stellte mir sein Institut zur Verfügung, und ich spreche an dieser Stelle hiefür als auch für die unausgesetzte Unterstützung meinen Dank aus. Seine mir vorgelegten Fragen waren folgende: »Sind etwa in der Ontogenese Spuren einer Anlage von je zwei Samenanlagen rechts und links auf jedem Deckblatte zu sehen, von welchen sechs Samenanlagen jedoch immer drei, und zwar entweder die rechts oder links auf den drei Deckblättern stehenden später abortieren, oder wird in der Ontogenese sofort nur je eine Samenanlage angelegt, und zwar vor der Mitte jedes Deckblattes, welche späterhin der Raumverhältnisse wegen eine seitliche Verschiebung erfährt, wodurch uns infolge der dreimaligen Wiederholung das schöne Bild der Alternation des Samenanlagenwirtels mit dem Deckblattwirtel vorgetäuscht wird, was natürlich auch im ersten Fall eintreten würde?«

Eine Sichtung der einschlägigen Literatur ergab die Tatsache, daß man von dem Gros der Gattungen der *Cupressineae* einfach Schlüsse auf die einzelnen Gattungen zog. Dieser Vorgang ist ja sonst selbstverständlich richtig, doch glaube ich, daß wir dies bei den Koniferen nicht tun dürfen, und zwar schon allein mit Rücksicht auf ihr geologisches Alter. Denn es ist ja sichere Tatsache, daß wir unsere heutigen Koniferen eigentlich nur als Reste der großen Koniferenflora des Mesolithicums auffassen müssen. Viele Koniferentypen dürften sich weiter entwickelt haben, viele sind ausgestorben, und unsere

---

[1] Strasburger Ed., Die Koniferen und die Gnetaceen, 1872.

heutigen Koniferenfamilien dürften, wenn auch nicht in ihrer Gesamtheit, so doch zu einem großen Teil aus heterogenen Elementen bestehen. Spezielle Angaben über *Juniperus* sind sehr spärlich und unter diesen lassen sich ganz genau zwei Ansichten scheiden.

Bereits Hugo v. Mohl[1] äußerte sich über *Juniperus communis* dahin, daß die Samenanlagen metamorphosierte Blätter wären. Genauer für diese Anschauung hat sich Sachs in seinem Lehrbuche der Botanik, ganz besonders III. Auflage, 1873, entschieden. Klar und deutlich schreibt er unter anderem p. 440: »Sind die vegetativen Blätter in alternierenden Quirlen vorhanden, wie bei den Cupressineen, so stehen auch die Staub- und Fruchtblätter, bei *Juniperus communis* selbst die Samenanlagen (als Vertreter ganzer Blätter), in alternierenden Quirlen«; und p. 444: »Die Samenanlagen alternieren anscheinend mit dem oberen dreigliederigen Blattquirl und würden so ihrer Stellung nach selbst als metamorphosierte Blätter

---

[1] Mohl, Hugo v., Verm. Schriften bot. Inhalts, 1845: »Über die männlichen Blüten der Koniferen«.

Mohl schreibt in dieser Arbeit: »Betrachten wir das weibliche Blütenkätzchen von *Juniperus, Thuja, Cupressus,* so werden wir seine Achse unmittelbar mit Karpellarblättern besetzt und dieselben nicht, wie bei *Pinus*, in den Achseln von Brakteen stehen finden. Man kann nun entweder annehmen, daß diese Karpellarblätter von *Juniperus* die metamorphosierten Blätter der Hauptachse des Kätzchens sind, oder man kann annehmen, daß sie, wie bei *Pinus*, sekundären Achsen angehören, und daß die ihnen zugehörigen Brakteen fehlgeschlagen sind, oder daß die Brakteen, wie dies Don bei *Arthrotaxis* vermutet, mit dem Karpellarblatt aufs innigste verwachsen sind.« In den nachfolgenden Zeilen beleuchtet nun Hugo v. Mohl alle drei Ansichten und schließt sich der ersten an, wenigstens erscheint sie ihm wahrscheinlicher als die zweite und dritte zu sein.

Wie interessant auch diese Notiz des großen Morphologen ist, so enthält sie leider eine kleine Unrichtigkeit. Mohl spricht ausdrücklich von *Juniperus, Thuja* und *Cupressus* und sagt, die Karpellarblätter stehen nicht in den Achseln von Deckblättern, sondern direkt an der Achse. Eine rein makroskopische Betrachtung der weiblichen Blüten dieser drei Gattungen zeigt jedoch, daß man wenigstens zwei Typen vor sich hat. — Bei *Juniperus* Sektion *Oxycedrus* sind keine Deckblätter zu sehen. Mohl befindet sich da in vollem Recht. Doch bei *Juniperus* Sektion *Sabina, Thuja* und *Cupressus* sind die Verhältnisse — wenigstens im ausgebildeten Zustand — entschieden anders.

zu betrachten sein; die Blätter des oberen, mit ihnen alternierenden Quirls schwellen nach der Befruchtung an, werden, unter sich verwachsend, fleischig und bilden die Pulpa der blauen Wacholderbeere, in welcher die reifen Samen gänzlich eingeschlossen sind, sie können daher als Karpelle bezeichnet werden«. Sachs anerkennt also, daß die Samenanlagen bei *Juniperus communis* umgebildete Blätter sind, kann aber nicht umhin, den Deckblattquirl als Fruchtblattquirl zu bezeichnen.

Die zweite Ansicht geht dahin, daß die Samenanlagen für ein Produkt der Schuppe angesehen werden; die Schuppe selbst wird wieder gedeutet, je nachdem der einzelne Forscher die weiblichen Koniferenblüten deutet. So z. B. Payer,[1] Eichler,[2] Oerstedt.[3] Derselben Ansicht schloß sich Strasburger[4] an und suchte für die Alternation der Samenanlagen mit den obersten Deckblättern eine Erklärung, indem er annahm, die Schuppe hätte ursprünglich je zwei Samenanlagen getragen, doch sei aus Raummangel immer je eine Samenanlage — selbstverständlich in jeder Blüte immer nur auf der einen Deckblattseite — zu Grunde gegangen, schließlich wurde nur je eine immer entwickelt, und dies hätte sich dann konstant vererbt. Seit Strasburger 1872 und Sachs 1873 ihre einander widersprechenden Ansichten über die Blüte von *Juniperus communis* niedergelegt, ist über diese Frage, die also noch immer kontrovers ist, keine Entscheidung gefallen. Der einzige Weg, diese Frage zu lösen, liegt meiner Ansicht nach in dem Studium der Ontogenese der weiblichen Blüte von *Juniperus communis.*

Die kleinen Sprößchen, welche an ihrer Spitze die Samenanlagen tragen, werden schon im Herbst und Winter des vorangehenden Jahres angelegt. Lange Zeit verstreicht jedoch, bis man die fertilen jungen Sprößchen von den vegetativen, die zu gleicher Zeit frisch gebildet werden, unterscheiden kann. In

---

[1] Rapport fait à l'académie des sciences sur un mémoire de M. Baillon intitulé Recherches organogéniques sur la fleur des Conifères le 9 Juillet 1860.

[2] Martius, Flora brasiliensis, XXXIV, H., Die Gymnospermen.

[3] Videnskabelige Meddeleser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn, No. 1—2 for Aaret 1864.

[4] Strasburger, l. c.

diesen jungen Stadien gleichen sie sich vollständig.[1] Bei der späteren Entwicklung sind die vegetativen schon an der Ausbildung der Nadelblätter zu erkennen, während die fertilen immer mit den braunen Schuppenblättern besetzt sind.

Im Frühjahr sieht man dann an der Spitze des Zweigleins drei ausgebildete birnenförmige Samenanlagen stehen, welche von den drei Schuppen an ihrer Basis umgeben sind (siehe Taf. I, Fig. II). Die Mikropyle der Samenanlagen ist so groß, daß man die Öffnung derselben mit freiem Auge sehen kann. Sie mißt im Durchmesser zirka 135 μ. Zur Zeit der Bestäubung scheidet sie einen Guttationstropfen aus. Gleich bei den ersten Längsschnitten durch Samenanlagen, die ich von älterem Material — solches und ganz junges stand mir anfänglich nur zur Verfügung — anfertigte, bot sich mir folgendes Bild dar. Siehe Taf. I, Fig. I, und Taf. II, Fig. I. Der Nucellus ist fast bis zu seiner Basis mit dem Integument nicht verwachsen. Das Integument läuft in einen flaschenförmigen Hals aus und bildet die Mikropyle. Dieser Hals besteht meist aus vier Zellschichten. Die zwei bis drei äußeren sind in die Länge gestreckt, die Zellen der innersten Zellschichte sind anfangs fast isodiametrisch, quadratisch im Flächenschnitte; nach der Bestäubung tritt jedoch ein schnelles Wachsen eines Teiles dieser Zellen ein und die Mikropyle wird durch diese Zellen verschlossen. Genau senkrecht auf die Richtung der drei andern Zellschichten der Mikropyle wachsen diese Zellen der innersten Schichte — vergl. die Abbildung Taf. I, Fig. IV — in die Länge, und sie übertreffen in ihrer endgültigen Gestalt die ursprünglichen Zellen um das Dreifache an Größe. Die Länge dieser »Verschlußzellen« beträgt 50 bis 55 μ. Diese Verschlußzellen schließen jedoch in der Mitte nicht fest aneinander, sondern es bleibt ein Kanal übrig, der zwischen die einzelnen Verschlußzellen viele Abzweigungskanäle entsendet (Taf. I, Fig. III).

---

[1] Es ist ja vielleicht auch möglich, daß ursprünglich nur vegetative Sprosse angelegt werden, und daß späterhin ein Teil derselben durch das Einwirken gewisser Kräfte — die weiter nicht bekannt sind — Blüten ausbildet, wodurch das Wachstum der Sprosse abschließt. Dies bezieht sich nicht allein auf *Juniperus communis*, sondern auch auf das übrige Pflanzenreich.

Dieser eigentümliche Bau der Mikropyle samt Verschluß erinnert unwillkürlich an das Bild, welches uns M. B. Renault[1] von der Samenanlage der Kordaiten bietet. Doch ein Vergleich zwischen *Juniperus* und *Cordaianthus Grand'Euryi* B. R. belehrt uns, daß wir es hier nicht mit zwei homologen Gebilden zu tun haben. Der heutigen Deutung der *Cordaianthus*-Samenanlage mich anschließend, sitzen bei dieser die stark verlängerten Zellen dem Nucellus direkt auf. Sie bilden wohl zweifelsohne auch einen Verschluß. Denn man kann sich nicht vorstellen, falls die zwei Gebilde, welche bereits in der Pollenkammer sind, wirklich Pollenkörner sind, daß dieselben durch den engen Kanal, welcher zwischen den Verschlußzellen läuft, hindurchgekommen sind. Hiefür spricht ja auch die Abbildung 15 von Renault, welche wohl deutlich genug zeigt, daß die zwei andern, ebenfalls für Pollenkörner erklärten Gebilde, welche noch oberhalb des Verschlusses liegen, unmöglich durch den engen Gang hindurchkommen können. Ich möchte die Deutung dieser vier Gebilde als Pollenkörner nicht anzweifeln und glaube, für dieses Bild folgende Erklärung geben zu dürfen. Bei *Cordaianthus* hat die Pollenkammer des Nucellus jenen eigentümlichen röhrenförmigen Aufsatz, welcher die Ausbildung dieses eigenartigen Verschlusses ermöglicht. An der Spitze dieses Trichters sieht man, daß die Zellen desselben auch isodiametrisch sind und sich weiter nach unten, der Pollenkammer zu, verlängern, wodurch der Verschluß erzielt wird. Es dürfte dieses Wachstum der Zellen auch erst eingetreten sein nach der Bestäubung. Durch einen präsumtiven Guttationstropfen wurde ein Pollenkorn, das durch den Wind auf diesen getragen wurde, auf den Nucellus herabbefördert, und sofort fingen die Zellen an zu wachsen, um den Verschluß zu bilden. Daß ein zweites Pollenkorn sich auch noch in der Pollenkammer befindet, darüber darf man sich nicht wundern, dieses kann ja zu gleicher Zeit mit dem andern Pollenkorn in den Guttationstropfen gekommen sein, oder es wurde etwas später hinabgefördert, natürlich zu einer Zeit, wo der Weg noch

[1] Nouvelles Archives du Museum d'Histoire naturelle, Tome deuxième, Paris, 1879: Flore Carbonifère, von M. B. Renault.

passierbar war. Es können natürlich auch jetzt noch immer Pollenkörner auf die Mikropyle geweht werden, ja, falls der Guttationstropfen noch nicht vertrocknet, kann dieser auch immer noch mitwirken beim Auffangen derselben, doch können diese Pollenkörner unmöglich als solche weiter hinabgelangen als bis zu der Stelle, wo der Verschluß einsetzt, wie es die Abbildung von *Cordaianthus* zeigt.[1]

Wir haben also hier entschieden zwei analoge Bildungen, welche nach erfolgter Bestäubung auftreten und wohl den Zweck haben, einen Schutz für die weiteren wichtigen Vorgänge zu bilden.

Bei der weiteren Untersuchung des mir zur Verfügung stehenden Materials sah ich bald ein, daß die Samenanlagen in dem einen Falle schon zu weit entwickelt waren, es bildete sich schon die Beere aus, in dem andern wieder konnte ich noch keine Spur von Samenanlagen konstatieren. Ich entschloß mich daher, in regelmäßigen Zeitabschnitten Material einzusammeln, und zwar vom Herbste bis Frühjahr, um so die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen zu bekommen. Ebenfalls mußte ich zur langwierigeren Mikrotomtechnik Zuflucht nehmen, um lückenlose Querschnittserien herstellen zu können. Auf Querschnitte mußte ich mich zum größten Teile beschränken, denn nur diese konnten mir über die Stellung der Samenanlagen während ihrer Entwicklung Aufklärung geben; selbstverständlich untersuchte ich auch Längsschnittserien.

Nachdem ich das Material gesammelt, schritt ich zur weiteren Untersuchung, und zwar ging ich vom fertigen Objekt aus, um so leichter und sicherer in jüngeren Objekten beurteilen zu können, welche Teile derselben den Samenanlagen entsprechen. Ein weites Zurückgehen von Stadien mit ausgebildeten Samenanlagen war nicht nötig, denn diese bilden sich im Frühjahre binnen kurzer Zeit aus. Zur Kontrolle unter-

---

[1] Ich hatte diese Zeilen niedergeschrieben, bevor ich das ausgezeichnete Buch: Solms-Laubach, »Einleitung in die Paläophytologie« nachgelesen. Zu meiner größten Freude fand ich nachher, daß derselbe bereits in ähnlicher Weise eine Erklärung des Verschlusses der *Cordaianthus*-Pollenkammer gegeben. Er hält sogar diese Zellen für einen Teil eines Integumentes, was ja eine um so größere Übereinstimmung mit *Juniperus communis* geben würde.

suchte ich jedoch auch noch die folgenden jüngeren Stadien, doch blieb das erzielte Resultat immer dasselbe.

An Material, welches ich am 28. Mai 1904 am Bisamberg bei Wien — von dort stammt zum größten Teile das benützte Material — eingesammelt, fingen schon an, der Zeit entsprechend, kleine Beeren sich auszubilden. Die einen sind schon sehr herangewachsen, die Schuppen bereits sehr groß. Die andern sind noch sehr klein, die Schuppen noch wenig entwickelt. Diese beiden Extreme sind natürlich durch Zwischenglieder verbunden. Die verschiedene Entwicklung hängt selbstverständlich von der früher oder später eingetretenen Bestäubung ab. An den obersten Schnitten von Querschnittserien sieht man ganz besonders schön, daß die Samenanlagen mit den Schuppen alternieren. Bei weiterer Durchmusterung der Schnitte kommt man endlich zu denjenigen, welche das Verwachsen der Samenanlagen mit den Schuppen zeigen. Es ist hier aber nicht an eine postgenitale Verwachsung zu denken, denn hievon ist keine Spur, sondern dieselbe ist kongenital. Wählt man nun Schnitte, die möglichst genau quer geführt sind und wo die Samenanlagen ziemlich gleich entwickelt sind, so bekommt man anfangs bei der Sichtung vieler Serien den Eindruck, daß die Samenanlagen zuerst immer die Verwachsung mit einer Schuppe zeigen und später auch mit der andern Schuppe verwachsen. Man sieht, daß so gewöhnlich zwei Samenanlagen auf einer Schuppe zu stehen kommen, die dritte Samenanlage steht auf der zweiten Schuppe, die dritte Schuppe trägt keine Samenanlage, wie Taf. I, Fig. V und VI zeigt.

Dies verleitet zu einer ähnlichen Ansicht, wie sie Ed. Strasburger vertrat. Man könnte sagen, die Samenanlagen werden von den Schuppen ausgebildet, und zwar bald beiderseitig oder nur einseitig und der Raummangel dürfte hier bestimmend mitwirken, respektive mitgewirkt haben. Es wäre demnach die heutige Wacholderblüte von einer Form abzuleiten, die sechs Samenanlagen in einem Wirtel trug. Diese Deutung unterschiede sich nur von der Strasburger'schen dadurch, daß dieser angibt, die Samenanlagen werden nun konstant immer nur an einer Seite der Schuppe angelegt.

Das oben geschilderte Bild ist aber nicht immer zu sehen, sehr oft findet man, daß zwei Samenanlagen mit einer Schuppe verwachsen sind, während die dritte weder der zweiten noch dritten Schuppe ganz angehört; sie scheint jedoch in der Mitte zwischen den zwei Schuppen zu stehen und mit diesen zu gleicher Zeit zu verwachsen (Taf. I, Fig. VII bis X). Ja in etlichen Fällen konnte ich sehen, daß die Samenanlagen immer zwischen den Schuppen stehen und zu gleicher Zeit mit den zwei Nachbarschuppen verwachsen (Taf. II, Fig. II bis IV).

Diese Erscheinungen ließen mich an der oben gegebenen Deutung der weiblichen Wacholderblüte zweifeln. Denn in diesem Falle müßte ich ja annehmen, daß die Samenanlagen zwischen je zwei Schuppen ausgebildet werden, also keine Produkte derselben sind, was die erste Deutung in sich involviert. Ich konnte also unmöglich hier stehen bleiben, sondern mußte weiter untersuchen. Entscheidend für meine weiteren Ausführungen waren Schnitte durch Objekte, an denen die Fruchtschuppen sehr wenig oder noch gar nicht entwickelt waren, während die Samenanlagen ausgebildet sind. Diese selbst sind im Querschnitte schon an der Gliederung des Gewebes in Integument und Nucellus zu erkennen, und sollte dieses Kennzeichen nicht hinreichend sein, so ist die stark differente Safraninfärbung des Integumentes und des Nucellus ein untrügliches Kennzeichen der Samenanlage. Eine Verwechslung mit einer Blattanlage ist hier also vollends ausgeschlossen, und dies ist höchst wichtig, da man zu einer Zeit, wo der fertile Sproß noch nicht alle Schuppenblätter ausgebildet hat, sonst sehr leicht die obersten Blattanlagen, welche am Längsschnitt als einfache Höcker unterhalb der Vegetationsspitze erscheinen, für die meristematischen Anlagen der Samenanlagen halten könnte.

Die Untersuchung von Querschnittserien solcher junger weiblicher Sprößchen zeigt, daß an denselben die Blätter in Wirteln entspringen. Gegen den Vegetationspunkt zu sind an diesen die Blätter noch meristematisch. Ich gebe einige schematisierte Zeichnungen dieser Schnitte (Taf. II, Fig. V, VI, VIII). Des Raumes wegen sind natürlich die inneren Schuppenblätteranlagen schön regelmäßig abgeplattet. Endlich habe ich bei der

Schnittdurchmusterung auch Schnitte durch den letzten Wirtel am Sprößchen erreicht und mit diesem Wirtel ist der Sproß abgeschlossen. Die Blätter dieses letzten Wirtels sind die Samenanlagen. Daß sie es sind, darüber ist kein Zweifel möglich, wie schon aus den Zeichnungen Taf. II, Fig. VII bis XI, genug klar erhellt. Der nächst tiefere Wirtel ist gebildet von den sogenannten »Deckblättern«. Von den »Fruchtblättern« ist derzeit noch keine Spur.

Nur in seltenen Fällen sah ich, daß die Achse des fertilen Sprößchens sich noch über den Samenanlagenwirtel hinaus ein Stückchen fortsetzt (Taf. II, Fig. V, VI, VIII, IX), und in einem einzigen Falle fand ich, daß sich diese oberhalb des Samenanlagenwirtels in drei Teile geteilt, offenbar drei Blattanlagen (Taf. II, Fig. X und XI), in der überwiegenden Zahl ist jedoch mit dem Samenanlagenwirtel die Achse abgeschlossen. Vergl. hiezu Taf. II, Fig. VII.

Was sind nun die Samenanlagen? Die Samenanlagen sind bei *Juniperus communis* einfach umgebildete Blätter; sie können unmöglich anders gedeutet werden. Auch ihre Stellung zur Achse des Sprößchens spricht unbedingt für ihre Blattnatur. Sie stehen ebenso schief vom Sproß ab wie alle andern Schuppenblätter des fertilen Sprößchens. Die Folge dieser ihrer Stellung ist nun auch, daß man nie einen in vollkommen gleicher Höhe durch alle drei Samenanlagen auf einmal vollkommen quer geführten Schnitt bekommen kann, was sich dann ganz besonders deutlich an den obersten Schnitten durch Samenanlagen zeigt, wie Taf. II, Fig. IX bis XI, illustrieren. Selbstverständlich kann nun in unserem Falle die *Juniperus communis*-Blüte nur als einfache endständige Blüte angesprochen werden und nicht als Infloreszenz.[1]

Ganz von selbst bot sich mir das erzielte Resultat dar. Es ist nun wohl selbstverständlich, daß ich jetzt einen Vergleich der weiblichen *Juniperus communis*-Blüte mit der männlichen versuchen muß. Ist doch zu erwarten, daß weibliche und

---

[1] An die von Wettstein l. c. gegebene Definition einer Blüte mich anschließend, könnte ich die Schuppenblätter des Sprosses als Blütenhülle bezeichnen.

männliche Blüten derselben Pflanze gleichartig gebaut sein werden oder wenigstens auf denselben Grundtypus zurückführbar sind. Die männliche Blüte zeigt auf den ersten Blick keine Übereinstimmung mit der weiblichen. Doch wir wollen weiter untersuchen. Die männliche Blüte besteht aus einer Anzahl von dreizähligen, Pollensäcke tragenden Staubblätter-(Sporophyll) wirteln. Jedes Sporophyll trägt drei bis vier Staubbeutel. Der vorletzte Wirtel besteht nur noch aus sechs Staubbeuteln, und zwar entsprechen je zwei Staubbeutel einem Sporophyll, von diesem selbst ist in diesem Wirtel fast nichts mehr zu sehen. Der oberste Wirtel endlich besteht nur aus drei Staubbeuteln. Selbstverständlich ist jeder Staubbeutel gleichwertig einem Sporophyll der vorhergehenden Wirtel. Und ganz dasselbe ist bei der weiblichen Blüte zu sehen. Bei dieser sind eben auch die drei Blätter des obersten Wirtels zu Geschlechtsorganen total umgebildet. Die andern Blätter sind jedoch steril geblieben. Doch kommen weibliche Blüten manchmal vor, wo ein bis drei Wirtel die Frucht bilden. Es sollen dann auch in den Achseln der Schuppen des tiefer stehenden Wirtels je zwei Samenanlagen stehen, während die Schuppen des oberen Wirtels — diese Ausdrucksweise ist nach meinen obigen Ausführungen natürlich unhaltbar — nur je eine Samenanlage tragen. So schreibt z. B. Otto Renner[1] und bezieht sich auch auf eine Stelle von Parlatore.[2] Dieser schreibt, daß zwar sechs Schuppen vorkommen, jedoch in der ganzen Blüte nur 3—2—1 Samenanlagen. Die Stelle sei selbst zitiert: »Galbulis squamis 3, raro 6, arcte connatis, infra apicem apiculatis, apiculo brevi, acuto, retiusculo, nuculis 3 vel raro 2 aut 1«. Luerssen[3] schreibt: »*Juniperus* (im engeren Sinne *Oxycedrus* Spach) . . . Zapfenschuppen in ein- bis dreigliederigen Wirteln, von denen nur der obere (respektive einzige) allein fruchtbar ist« und an anderer Stelle: »*Juniperus communis* unterscheidet sich, daß nur der oberste dreigliederige Wirtel fertil ist«. Mehr Angaben habe ich nicht gefunden, und selbst habe ich diesen Fall nicht beobachtet. Die Angaben von Parlatore und

[1] Otto Renner, Flora, 1904.

[2] Parlatore, Flora Italiana, IV.

[3] Luerssen, Handbuch der system. Botanik, II.

Luerssen sind aber schon hinreichend, um mit einer ziemlichen Gewißheit annehmen zu lassen, der hie und da auftretende zweite und dritte Wirtel der Frucht von *Juniperus communis* war einstens auch fertil. Die Angabe von Renner bestätigt dies. Ich glaube daher, keinen Fehlschluß zu tun, wenn ich sage, die weibliche und männliche *Juniperus communis*-Blüte haben denselben Bau, die weibliche Blüte repräsentiert jedoch in ihrer heutigen Gestalt eine bereits stark abgeleitete Form.

Sobald ich aber diese Tatsachen erkannt, drängt sich von selbst jetzt folgende Frage auf: »Was sind nun die Gebilde, welche man als »Fruchtschuppen« bezeichnet?« Sie sind zur Zeit, da die Samenanlagen bereits entwickelt sind, noch nicht zu sehen, sie bilden sich erst später aus; sie stehen, wie aus dem Vorhergehenden hervorgeht, mit den Samenanlagen in keinem morphologischen Zusammenhange. Vielleicht kommen wir einem Verständnisse für diese Bildungen näher, wenn wir nur zunächst ihre Funktion klarstellen.

Wir wissen, daß der Natur viele Wege offen stehen zur Erreichung desselben Zieles. Es sei mir nun gestattet, zur Illustrierung dessen einige Beispiele anzuführen. Die nackten Samenanlagen der Koniferen müssen doch irgend einen Schutz erhalten, wenn sie zum Samen werden, ebenso bedürfen die Samen der Verbreitungsmittel. Bei *Ginkgo* werden die äußeren Zellschichten des Integumentes fleischig, die inneren steinhart; *Cephalotaxus* bekommt ein fleischiges Integument, das den Samen schützt. *Taxus* umgibt den Samen mit einem Arillus, der becherartig die Samen einhüllt und vielleicht weniger zum Schutze da ist, als vielmehr die Verbreitung befördern soll. *Torreya* bildet ebenfalls einen Arillus aus, doch umhüllt dieser die Samenanlage vollständig, was bei *Taxus* nicht der Fall ist. *Araucaria* läßt die Deckschuppen stark wachsen, um die reifenden Samenanlagen zu schützen, *Pinus* hingegen die Fruchtschuppen. Ich glaube nun, daß durch die Beerenbildung bei *Juniperus* derselbe Zweck erreicht und zu gleicher Zeit auch ein gutes Mittel für die Verbreitung der Samen gewonnen wird.

Die Wacholderbeere besteht aus dreierlei Bestandteilen: den »Deckblättern«, »Fruchtschuppen« und Samen. Betrachtet man die Entstehungsweise der Beere, so findet man, daß die Bildung der »Fruchtschuppen« rings um die ganze Achse sich vollzieht; nicht allein superponiert der Oberseite der »Deckblätter« tritt die Bildung der »Fruchtschuppe« auf, sondern der ganze Sproß fängt an, in dieser Zone intensiv zu wachsen. Sehen wir eine weibliche Blüte schon bald nach Eintritt dieses Wachstums an, so sieht man, wie es die beigegebene Abbildung Taf. I, Fig. II, zeigt, daß die drei Samenanlagen bereits in einem schüsselartigen Behälter sitzen, der an den drei Lücken, welche zwischen den Samenanlagen sich befinden, von je einem Höcker gekrönt ist, der sogenannten Fruchtschuppe, welche selbst auf den Deckschuppen sitzen. Das Wachstum schreitet rasch fort, und im Juli sind die Beeren bereits geschlossen, die Samenanlagen von der Außenwelt abgesperrt. Berücksichtigt man die räumlichen Verhältnisse, wie sie in der Blüte sind, so kann man sich nicht wundern, warum gerade oberhalb der Deckschuppen die größte Wucherung der Fruchtschuppen auftritt; es ist ja dort in den Lücken zwischen den Samenanlagen der größte freie Raum, während diejenigen Partien, welche, je eine Samenanlage von außen her umhüllend, die eigentlichen Fruchtschuppen verbinden, unmöglich so stark ausgebildet sein können. Sie haben auch einen größeren Weg zurückzulegen, bevor sie die Spitze der Beere erreichen, und so kommt es, daß diese Teile der Umhüllung — wenn auch die gleiche Wachstumsintensität ihnen zukommt wie den sogenannten Fruchtschuppen — zurückbleiben und der schließliche Verschluß der Beere von den sogenannten Fruchtschuppen hergestellt wird, und zwar durch ein postgenitales Verwachsen, ein Gegeneinanderwachsen der Epidermiszellen. Dieselben werden zu einem Folgemeristem, es treten Zellteilungen ein meist in perikliner Richtung, die äußeren Zellen wachsen dann zwischen einander und vergrößern sich an ihren äußeren Enden, so daß eine feste Verkeilung erzielt wird. Der ganze Vorgang kann verglichen werden mit dem Verwachsen zweier Schädelknochen.

Bevor ich meine Ansicht über die Natur der »Fruchtschuppe« ausspreche, ist es nötig, noch die Beziehung derselben zur Deckschuppe zu besprechen.

Ich kann Strasburger nicht beistimmen, da er l. c. sagt: »Bei *Juniperus communis* ist die Entwicklung der Fruchtschuppe eine verhältnismäßig sehr schwache; sie erreicht gar nicht die Spitze des Deckblattes, wie man das aus dem Aufhören der Bündel schon in halber Höhe der Schuppe schließen kann.« Die Fruchtschuppe ist bei *Juniperus communis* vielmehr sehr stark entwickelt. Fast die ganze Schuppe besteht aus der Fruchtschuppe, dem Deckblatte gehört nur ein sehr kleiner Teil der Schuppe an. Dafür spricht auch der Gefäßbündelverlauf in der Schuppe. Strasburger[1] beschreibt denselben in folgender Weise: »... es treten drei Gefäßbündel in die Schuppe ein. Eines ist das äußere, die zwei andern sind die inneren Gefäßbündel. Auf Querschnitten sehen wir, daß das äußere Bündel sich in mehrere, fünf bis sieben Zweige geteilt hat und daß diese peripherisch in der Schuppe laufen mit nach innen gekehrten Tracheen. Ihnen gegenüber sehen wir die oberen Bündel, deren Zahl ebenfalls auf vier oder mehr in jeder Schuppe gestiegen ist und die sich an der Innenfläche der Schuppe halten mit nach außen gekehrten Tracheen.« Nach diesen Angaben müßte man aber gerade erwarten, daß das Deckblatt stärker entwickelt ist, wie ja auch Strasburger will. Doch habe ich den Gefäßbündelverlauf genau an lückenlosen Querschnittserien verfolgt, und zwar an Material vom Ende Mai 1904, konnte aber die Ansicht Strasburger's nicht bestätigen. Vielmehr muß ich meine Ergebnisse dahin zusammenfassen, daß sich sogar in den einzelnen Schuppen derselben Wacholderbeere die Verhältnisse nicht gleich gestalten. Hervorzuheben ist jedoch, daß das Deckblattbündel meist ungeteilt bleibt, sich aber auch teilen kann, und zwar in zwei bis drei Äste. Das letztere ist das seltenste. Die zwei Fruchtschuppenbündel hingegen teilen sich bis in 12 Zweige. Sie versorgen die Fruchtschuppe, welche das Deckblatt fast einschließt, was auch die Lagerung der Fruchtschuppenbündel

[1] L. c.

beweist. Das, respektive die Deckblattbündel werden rechts und links von den Zweigen der Fruchtschuppenbündel flankiert, dasselbe Verhältnis, wie es z. B. bei *Chamaecyparis* und *Cupressus funebris* auch vorkommt. Es hat nun gar nichts Besonderes zu bedeuten, wenn die Bündel, welche in einer Ellipse angeordnet sind, nicht alle gleich orientiert sind, daß bei den einen das Xylem nach innen, auf der Seite der Sproßachse, bei den andern das Xylem nach außen, der Deckschuppe zugekehrt ist. Dies bringt ja ihre Lage mit sich und ist sonst ohne jede Bedeutung. Ich möchte vielmehr sagen, daß die Bündel ganz normal gelagert sind. Sie liegen in der Peripherie des Organes und ihr Xylem liegt wie in einem Stamm dem Zentrum zu, das Phloem nach außen. Die Hauptmasse der Schuppe gehört also unbedingt der Fruchtschuppe an. Es scheint mir aber auch nicht recht verständlich, warum man dieselbe als ein Achselprodukt ansehen muß. Um nun die Sproßwertigkeit der Fruchtschuppe nachzuweisen, zieht Strasburger einen Vergleich von vegetativen Sprossen mit fertilen herbei, sicher ein ganz richtiger Vorgang.

In einem vegetativen Sproß ist der Bündelverlauf bei *Juniperus communis*, den man auf Querschnittserien genau verfolgen kann, folgender: Der Querschnitt — meine Schilderung des Bündelverlaufes setzt bei dem einfachsten Verhältnis ein — zeigt drei einfache Bündel (Fig. 1); einige Schnitte höher sehen wir, daß jedes der drei Bündel I, II, III sich in je drei Bündel auflöst. Wir erhalten neun Bündel im Querschnitte (Fig. 2). I ist in a, b, c; II in d, e, f; III in g, h, i aufgelöst. Die mittleren Bündel dieser Gruppen, also b, c, h versehen die drei Nadeln eines Wirtels mit den Leitungsbahnen und verschwinden demnach aus den nun folgenden Schnitten. Die sechs restlichen Bündel vereinigen sich nun wieder zu drei Strängen, und zwar tun dies je $c+d$, $f+g$ und $i+a$, so daß wir diese neu entstandenen Bündel oberhalb der gefäßbündelfreien Stellen, welche zwischen I+II, II+III und III+I waren, verlaufen sehen, wie Fig. 3 zeigt. $A = c+d$, $B = f+g$, $C = i+a$. Es ist also eine Drehung um 60° eingetreten. A, B und C teilen sich nun abermals in je drei Teile, die mittleren Bündel versehen die drei Nadeln des entsprechenden Wirtels, die seitlichen Bündel

verschmelzen, kurz, im vegetativen Sproß wiederholt sich dieser Vorgang zwischen je zwei Wirteln. Steht nun in der Achsel einer Nadel ein Sproß, so bekommt diese Nadel das mittlere Bündel einer Gefäßbündelgruppe, wie sie in Fig. 2 dargestellt sind. Der Sproß selbst erhält zwei Bündelzweige, welche sich noch vor der abermaligen Teilung des Gefäßbündelstranges loslösen. Ich kopiere hiezu die Abbildung

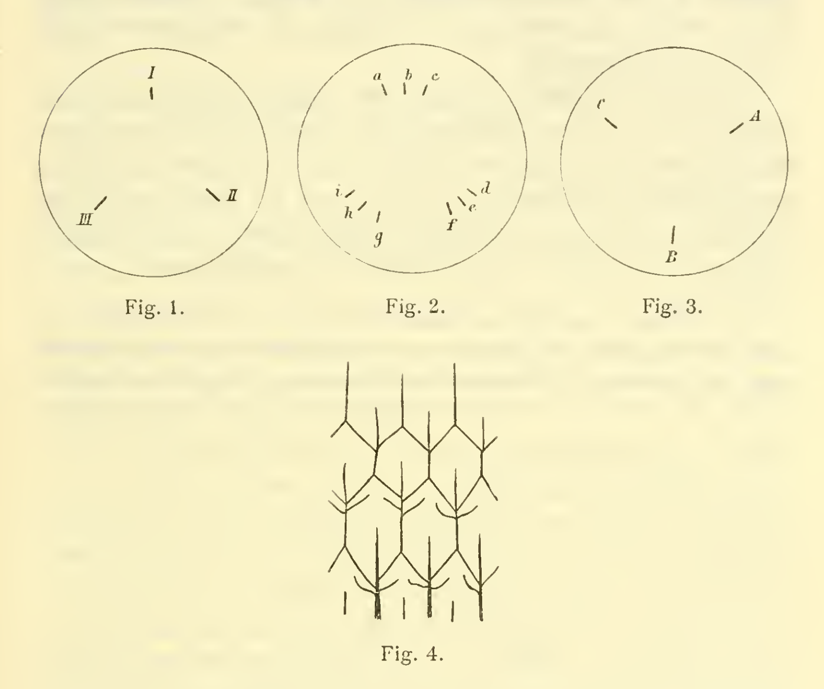


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 4.

(Fig. 4), wie sie A. De Bary in Hofmeister's physiologischer Botanik nach Geyler (Pringsheim's Jahrbuch, Bd. IV) für *Juniperus nana* wiedergibt.

In gleicher Weise schildert Strasburger den Gefäßbündelverlauf und schreibt dann p. 32: »An der Basis des Zapfens zeigt ein Querschnitt durch die Achse neun im Kreis angeordnete Bündel (Fig. 5), weiter hinauf sieht man drei Bündel aus diesem Kreis, um 120° divergierend, hinaustreten (Fig. 6), die Bündel zwischen denselben verschmelzen zu je einer Bündelgruppe (Fig. 7). Dann teilt sich jede dieser Gruppen wieder in drei Bündel, von welchen die beiden seitlichen je

einen Zweig nach außen abgeben (Fig. 8), der dem ersten auf dem Wege folgt. Wir sehen jetzt auf dem Querschnitte drei austretende Bündelgruppen, jede aus je drei Bündeln bestehend, einem mittleren, tiefer stehenden und zwei seitlichen, höher gestellten. Ein Vergleich mit vegetativen Sprossen zeigt, daß dort der Verlauf der Bündel der nämliche ist, und daß in den gleichen Fällen das untere Bündel das Blatt, die beiden oberen die Achselknospe versorgen. Hier treten alle drei gemeinschaftlich in die Schuppe ein.«[1]

Dieser Schlußsatz scheint mir gerade wichtig zu sein. Würde nämlich eine Gleichwertigkeit der Fruchtschuppe und eines Sprosses da sein, so müßte eine volle Übereinstimmung des Gefäßbündelverlaufes da sein; dies ist jedoch nicht der Fall. Hier treten alle drei Bündel gemeinsam in die Schuppe ein, jedoch noch nicht in drei gespalten, sondern als ein ganzes

[1] Ich füge einige Skizzen diesen Ausführungen Strasburger's bei, welche ich mir nach dem Wortlaute seiner Ausführungen selbst gezeichnet habe. Sie entsprechen nicht ganz den Zeichnungen Strasburger's, doch konnten sie, wenn ich dem Wortlaute folgen wollte, nicht anders ausfallen.

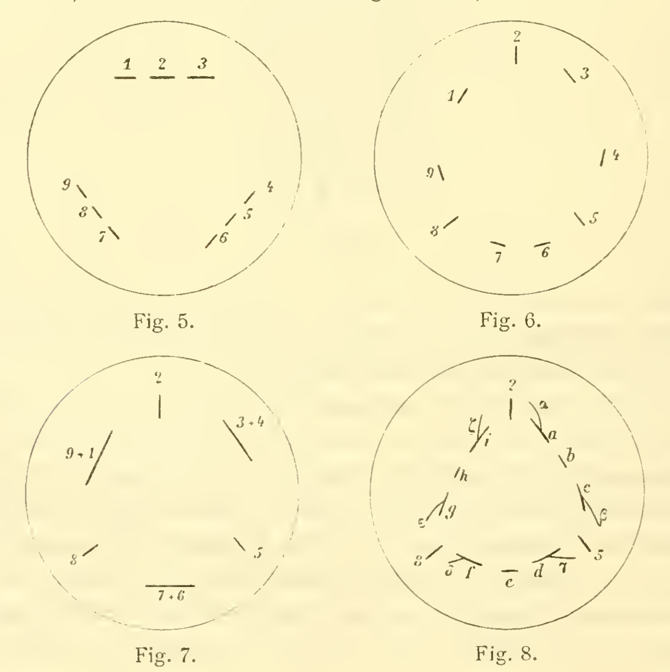


Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 7. Fig. 8.

Bündel, wie ich mit Sicherheit konstatieren konnte, das sich später in drei Bündel teilt, wovon eines — das mittlere — in die Nadel — unser Deckblatt — marschiert, die zwei andern die Fruchtschuppe versorgen.

Ich konnte auch nichts von den Bündeln *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *i* (Fig. 8) in der Beere sehen, von denen doch unbedingt Reste vorhanden sein mußten. Ich kann vielmehr ganz ruhig sagen: Mit der Ausbildung der Geschlechtsorgane ist der eigentliche Lebenszweck des Sprosses erreicht, sein Längenwachstum abgeschlossen und damit auch der Gefäßbündelverlauf. Die sechs restlichen Gefäßbündelzweige nach der letzten 9-Teilung, welche bei dem Vorgänger des Deckblattwirtels stattgefunden, finden ihre rein natürliche Verwendung, geben mir aber nicht die geringsten Handhaben an die Hand, über die Wertigkeit der Fruchtschuppe urteilen zu können. Daß nun weiterhin die Samenanlage selbst nicht Gefäßbündel erhält, die Fruchtschuppe aber, wenn sie auch nicht das Fruchtblatt repräsentiert, solche bekommt, scheint mir ein rein physiologisches Moment zu sein.

Zur Zeit, da sich die Fruchtschuppen anfangen auszubilden, sind in jenen Regionen noch keine Spuren von Gefäßbündeln. Die Samenanlagen sind aber ausgebildet; das Zellgewebe jener Partien ist jedoch noch mehr oder weniger meristematisch. Nun tritt das rasche Wachstum der Fruchtschuppen auf und da ist doch entschieden eine rasche Nahrungszufuhr nach jenen Wachstumszonen hin notwendig. Es dürfte nun einleuchtend sein, daß die Samenanlagen, welche bisher durch Transfusion ernährt wurden, auch weiterhin auf dieselbe Weise ihre Versorgung finden werden, während die Gefäßbündel sich in der Richtung des größeren Nahrungsbedarfes ausbilden werden. Ist doch das Gefäßbündel ein höchst anpassungsfähiges Glied der Pflanze, wie ja Strasburger[1] selbst Van Tieghem gegenüber behauptet.

Sollte vielleicht jemand einwenden, die Samenanlagen sollen umgebildete Blattgebilde sein, doch fehlen ihnen die Gefäßbündel, so verweise ich auf die bereits oben geschilderten

---

[1] L. c.

Vegetationsverhältnisse in der Blütenregion zur Zeit des Anfanges der Fruchtschuppenausbildung.

Was sollen nun die Fruchtschuppen für Gebilde sein? Mit einer gewissen Vorsicht möchte ich einer Ansicht Ausdruck verleihen, die natürlich noch weiterer Stütze bedarf durch denselben Befund bei andern Arten und Gattungen, aber derzeit vielleicht doch eine neue Anregung geben dürfte. Meiner Ansicht nach haben wir es nämlich bei *Juniperus communis* mit einem ganz eigenartigen Gebilde zu tun. Das, für was man die Fruchtschuppe bei *Juniperus communis* bis jetzt gehalten, dürfte nicht eine solche sein. Bei der Untersuchung fällt einem unwillkürlich eine gewisse Ähnlichkeit in der Entstehung der Fruchtschuppen bei *Juniperus communis* mit einer Arillusausbildung, z. B. bei *Taxus*, auf. Unterhalb der Samenanlage beginnt die Wucherung desselben, und zwar rings um die ganze Achse, und in ganz ähnlicher Weise tritt auch die Bildung der Fruchtschuppen bei *Juniperus communis* ein. Immer größer und größer werdend, heben sie, möchte ich sagen — dem Resultat nach müssen sie es eigentlich so tun — die obersten Zellschichten der Deckblätter und Samenanlagen ab und bekleiden sich quasi selbst ein Stück damit. Nur auf diese Weise kann ich mir das Bild, welches mir eine ziemlich weit vorgeschrittene Blüte und eine reife Beere bieten, erklären. Bei ersterer sind die Samenanlagen und die Fruchtschuppen ein beträchtliches Stück miteinander verwachsen. Diese Verwachsung ist aber nur so zu stande gekommen, daß die Fruchtschuppe bei ihrem Wachstum immer mehr und mehr die Falte, welche sich zwischen ihr und der Samenanlage befindet, auszugleichen sucht und so die Basis derselben immer mehr und mehr hebt. Auf der reifen Beere sehe ich wieder rings um den Terminalteil drei Spitzchen aus der kompakten Masse der Beere hervorsehen. Diese sind die Deckblattspitzen. Zwischen ihnen die Fläche, welche etwa einem Dreieck entspricht, ist stark mit Spaltöffnungen besetzt, wie Strasburger bereits erwähnt. Diese Fläche ist nun unstreitig die ursprüngliche morphologische Oberseite der drei Deckblätter, was Strasburger ebenfalls behauptet, welche durch das Wachstum der Fruchtschuppe hiehergebracht wurde. Das Wachstum der Fruchtschuppen erstreckt sich auf den

ganzen Umfang der Blütenbasis, es wird ein »krugförmiger Behälter«, wie ihn Strasburger nennt, gebildet, aus welchem die Samenanlagen heraussehen. Oft bleiben die Wacholderfrüchte auf diesem Stadium stehen; die Fruchtschuppen schließen nicht zusammen, und die Wacholderbeere erscheint uns dann als »krugförmiger Becher«, aus dem drei Samenanlagen herauslugen, wie bereits D. F. L. v. Schlechtendal[1] angibt. Nehme ich nun Rücksicht auf diese Entstehungsweise der Fruchtschuppen und ziehe einen Vergleich mit der Entstehung eines Arillus, z. B. bei *Taxus*, so findet sich eine große Ähnlichkeit. Unterhalb der Samenanlage und oberhalb der ersten sterilen Blätter bildet sich der Wall aus, der später zum Arillus wird. Dieser Wall bildet sich schon sehr bald im Frühjahr. Und auch die ersten Anlagen der Fruchtschuppen bilden sich sehr bald im Frühjahr aus, und zwar schon vor der Bestäubung. Sobald diese eingetreten ist, erfolgt gerade wie bei *Taxus* die weitere Ausbildung derselben. Bleibt diese aus, so wachsen die Fruchtschuppen zwar noch ein Stückchen weiter, doch zu einer Beerenbildung kommt es nicht. Man findet also da ein sehr ähnliches Verhalten. Könnte man also nicht sagen, das Gebilde, welches wir in den drei Fruchtschuppen von *Juniperus communis* vor uns haben, ist ein Arillargebilde? Ich will hiemit nicht behaupten, daß es ganz identisch mit einem Arillus z. B. von *Taxus* ist, vielmehr die Ansicht vertreten, daß wir es hier mit einem analogen Gebilde zu tun haben. Es dürfte die Bezeichnung Arillargebilde nicht die beste sein; das eine hat sie jedoch für sich, daß sie uns gleich an ein bekanntes Gebilde gemahnt, so die Vorstellung erleichtert, und weiterhin sind wir des Bannes befreit, der uns zwang, eine gekünstelte Erklärung für den Bau der Blüte von *Juniperus communis* zu geben, wenn wir uns der Ansicht anschlossen, die Samenanlagen seien Produkte der sogenannten Fruchtschuppe, gleichgültig ob wir diese für einen Bestandteil der Schuppe ansahen, oder ob wir die Schuppe selbst für einfach hielten, wie z. B. Eichler. Bei einer möglichst objektiven Betrachtung des Blütenbaues von *Juniperus communis* mußte ich jedoch zu meinem obigen Resultat kommen.

[1] Schlechtendal, D. F. L. v., Bot. Ztg., 1862.

Kann ich aber in diesem Falle die Bezeichnung Wacholderbeere, die an und für sich schlecht ist, gelten lassen? Die Wacholderfrucht ist ja eigentlich eine Sammelfrucht. Bei Durchsicht der üblichen Termini sieht man, daß uns eine Bezeichnung für solcherart gebaute Früchte vollkommen fehlt. Am frühesten würde man noch an die Bezeichnung Zapfen denken. Für einen solchen kann man aber die Wacholderfrucht wohl schwer halten. Sie ist eine Scheinfrucht, und ich möchte für solcherlei Früchte, wie uns einen Repräsentanten die Wacholderbeere vorstellt, den Ausdruck Phyllokarp vorschlagen.

Es ist nun selbstverständlich, daß ich auch die andern *Juniperus*-Arten berücksichtigen muß. So sei als Vertreter der *Sabina*-Sektion *Juniperus sabina* selbst erwähnt. Leider stand mir nicht das nötige Material zur Verfügung, und die Untersuchung mußte so unterbleiben. Nur blühende Exemplare bekam ich; nach diesen, welche bereits entwickelte Samenanlagen zeigten, konnte man natürlich keinen sicheren Schluß auf die Ontogenese der Blüte schließen. Der Bau der weiblichen Blüte dieser Sektion ist jedoch folgender: Die Blüte besteht aus zwei gekreuzt stehenden Blattpaaren, welche beide an der Fruchtbildung teilnehmen. Jedoch nur das obere ist fertil. Es stehen rechts und links eines jeden Blattes je eine Samenanlage, so daß ich deren vier zähle. Meist fehlt jedoch eine oder auf jedem Blatt eine, so daß wir dann drei oder nur zwei Samenanlagen in der Blüte sehen. Es dürfte wohl auch der Fall realisiert sein, daß überhaupt nur eine Samenanlage in einer Blüte zur Entwicklung kommt. Man bekommt bei der Betrachtung den Eindruck, als ob in diesem Falle die Samenanlagen wirklich Produkte der Blätter wären, an deren Grund sie stehen. Sei dem wie immer, ich kann heute keine positive Antwort geben, doch muß ja die *Sabina*-Gruppe nicht unbedingt denselben Blütenbau zeigen wie die *Oxycedrus*-Gruppe. Es ist ja möglich, daß diese Sektionen wirklich nicht zu einer und derselben Gattung gehören, doch kann ich eben beim heutigen Stande meiner Untersuchungen noch kein Urteil abgeben.

In ähnlicher Weise muß ich mich betreffs der Anweisung eines Platzes für *Juniperus communis* im Stammbaume der *Cupressineae* und weiterhin der Koniferen rückhaltend äußern.

Bereits einmal betonte ich meine Ansicht über den Stammbaum der Koniferen, und zwar dies ganz besonders im Hinblick auf ihr geologisches Alter. Weiters zwingt mich jetzt der Mangel an ontogenetischen Untersuchungen, respektive der Mangel einer genügenden einschlägigen Literatur besonders bei den *Cupressineae* zu einer sehr vorsichtigen Behandlung dieser Frage.

In großen Zügen möchte ich es dennoch versuchen, das Bild eines Stammbaumes der Gymnospermen mit Ausschluß der *Gnetaceae* zu entwerfen, wie es bei dem derzeitigen Stande der Forschung möglich ist. Ich ging bei den Betrachtungen, welche ich anstellte, von dem Gedanken aus, daß bei Organen und Vorgängen, die am wenigsten umwälzenden Einflüssen ausgesetzt sind, wir meistens ein längeres Festhalten ererbter Eigenschaften erhoffen und wirklich konstatieren können. Solche Organe und Vorgänge sind die Fortpflanzungsorgane und deren Funktionen, und beschränke ich diese meine Ausführungen auf die männlichen Sexualorgane der Gymnospermen.

Ob man Anhänger eines mono- oder polyphyletischen Pflanzenstammbaumes ist, eines ist sicher, die Gymnospermen sind die Fortentwicklung der Pteridophyten. Von welchen Pteridophyten dieselben abzuleiten sind, ist derzeit noch nicht entschieden. Jedenfalls reicht ihr Anfang in die ersten geologischen Zeitalter hinein. Die Befruchtung der Archegonien erfolgte bei den Vorfahren der Gymnospermen gewiß durch Spermatozoiden. Diese wurden in Massen erzeugt. Mit der Weiterentwicklung des Pteridophytenstammes geht nun bekanntlich der Spermatozoidencharakter verloren und auch die Zahl der Spermatozoiden oder, wie ich sie nennen will, der »Befruchtungszellen«, welche in dem Homologon der Antheridien ausgebildet werden, nimmt beständig ab. Spielen sich nun beide erwähnten Vorgänge auf einmal ab? Oder ist nicht noch eine andere Möglichkeit vorhanden? Sogar auf zweierlei Weise konnte sich dieser Prozeß noch abspielen. Einmal konnte die Zahl der Spermatozoiden zuerst verringert werden, während sie noch den Charakter derselben beibehalten; ein andermal konnte ihre Zahl beibehalten werden, während ihr Spermatozoidencharakter verloren ging; wir haben dann vor uns viele

unbewegliche Befruchtungszellen, die wir generative Zellen nennen. Diese zwei Möglichkeiten sind also noch gegeben und es sollte wundern, dieselben nicht in der Natur realisiert zu finden. Durchmustern wir nun die ganzen Gymnospermenfamilien, so sehen wir bald, daß diese zwei letzteren Typen — der direkte, zuerst bezeichnete Weg ist nicht vorhanden — sehr schön ausgebildet sind.

Bei den *Cycadeae* und *Gingkoaceae* finden wir zwei Spermatozoiden. Die Zahl ist also reduziert, die Selbstbeweglichkeit noch vorhanden. Nun schließen wir in zwei Reihen die Koniferenfamilien *Araucarieae*, *Taxodieae*, *Abietineae* und die *Taxaceae* an. Soweit genaue Angaben[1] über dieselben da sind, teilt sich bei den ersteren die Mutterzelle der generativen Zellen nicht in zwei freie Zellen, sondern nur der Kern derselben teilt sich in zwei, und nur einer von ihnen soll die Fähigkeit haben, zu befruchten. Der Spermatozoidencharakter ist nicht mehr da und hiezu eine noch weitere Reduktion in der Ausbildung der Befruchtungszellen eingetreten. Die *Taxaceae* hingegen zeigen ein etwas anderes Verhalten. Wir finden bei diesen zwei generative Zellen, doch ist die eine so klein, daß schon zu erwarten ist, sie spiele bei der Befruchtung keine Rolle — was auch zutrifft — welche ihre Schwesterzelle, welche normal ist, besorgt. Wir finden also hier auch das Anstreben einer Reduktion, nur hat sie anders ihre Tätigkeit geoffenbart. Wir müssen nun annehmen, daß diese Familie — die wohl weiter vorgeschritten ist — eine parallele Entwicklungsreihe der ersteren, nämlich der *Araucarieae*, *Taxodieae* und *Abietineae* vorstellt. Sie dürfte sich schon frühzeitig vom gemeinsamen Stamme getrennt haben und ist ihre eigenen Wege gegangen.

Der zweite Typus wird von den *Cordaitaceae* eingeführt. Ich schließe mich der allgemeinen Deutung des Gewebes im Inneren der Pollenkörner der *Cordaitaceae* an. Man kann nun vermuten, dieses Gewebe sei das Muttergewebe der Befruchtungszellen, und weiter annehmen, deren Produkte sind bereits unbeweglich gewesen. Wir würden also in diesem Falle eine größere Zahl von generativen Zellen hier finden; ihre Beweg-

[1] Ich verweise auf die Zusammenfassung der einschlägigen Literatur bei Juel, H. O., Flora 1904.

lichkeit ist längst verschwunden. Nun hat in neuerer Zeit Juel[1] bei Untersuchung des Pollenschlauches von *Cupressus goweniana* 4 bis 20 generative Zellen gefunden. Leider sind sichere Angaben in dieser Hinsicht über die Familie der *Cupressineae* sehr wenige. Nach Strasburger[2] sind bei *Juniperus virginiana* zwei, nach Noren[3] bei *Juniperus communis* ebenfalls zwei generative Zellen.[4] Hofmeister[5] jedoch spricht von 8 bis 16 Zellen in den Pollenschlauchenden von *Juniperus communis, sabina, virginiana* und *Thuja orientalis*. Natürlich sind diese Angaben Hofmeister's, von welchen ja bereits zwei widerlegt sind, mit der größten Vorsicht aufzunehmen, da sie aus einer Zeit stammen, wo man noch mit den Ansichten über die Befruchtungsvorgänge in einem sehr elementaren Stadium war. Doch fordern die *Cupressaceae* eine der Moderne entsprechende Untersuchung der Befruchtungsvorgänge, und unsere moderne Technik dürfte uns noch so manches Resultat zu erreichen gestatten, welche dann willkommene Bausteine für den Stammbaum der *Cupressaceae* liefern werden. Leider mußte ich derzeit auf ein so spärliches Material meine Vermutungen stützen. Infolge der größeren Anzahl von generativen Zellen kann ich mit irgend einer Berechtigung derzeit wohl sagen, daß die *Cupressaceae* mit den *Cordaitaceae* die zweite Entwicklungsreihe repräsentieren. Möglicherweise gehören die *Bennettitaceae* auch zu dieser Gruppe, doch ist dies noch sehr fraglich.

Eine Stütze für diese meine Ausführungen könnte mir die Phytopaläontologie bieten, wenn die Reihenfolge des Auf-

---

[1] Juel, H. O., Flora, 1904. Hoffentlich ist diese Angabe Juel's zutreffend. Es müßte denn sein, daß in dem von Juel untersuchten Falle die Massenausbildung von generativen Zellen eine Abnormität wäre, nachdem die Samenanlagen zu Grunde gingen.

[2] Strasburger, Hist. B. IV.

[3] Noren, Über die Befruchtung bei *Juniperus communis*. Arkiv för Botanik, Bd. III, No. 11.

[4] Zu demselben Resultat gelangte N. Sludsky; vergl. dessen nach Fertigstellung dieser Abhandlung publizierte Arbeit in Ber. der deutschen bot. Ges., 1905, p. 212.

[5] Hofmeister W., Übersicht neuerer Beobachtungen der Befruchtung und Embryobildung der Phanerogamen.

tretens der einzelnen Familien mit meinem aufgestellten Stammbaum im Einklange stehen würde. Das geologische Alter der einzelnen Familien ist aus der beigegebenen Skizze zu ersehen.

Quartär
Tertiär
Kreide
Jura
Trias
Perm
Karbon
Devon
Silur

Taxaceae *Abietineae* *Taxodieae* *Araucarieae* *Gingkoaceae* *typ. Cycadeae* *Cycadales* *Cycadophyta* *Cordaitaceae* *Bennettitaceae* *Cupressineae*

Pteridophyta

Die Daten hiezu entnahm ich Potonié[1] und Herrn Prof. Krasser's mündlichen Angaben, wofür ich ihm bestens danke. Vergleiche ich meine obigen Ausführungen mit den phytopaläontologischen Ergebnissen, so findet man, ohne etwas hineininterpretieren zu müssen, eine auffallende Übereinstimmung. Ich brauche nicht viele erklärende Bemerkungen hinzuzufügen. Nur zu bemerken habe ich, daß bei den *Taxaceae* nur Rücksicht genommen wurde auf völlig sichergestellte Reste, es aber wahrscheinlich, ja sogar sehr wahrscheinlich ist, daß gewisse Gattungen dieser Familie bedeutend älter sind. Im übrigen mangelt es ja an Befruchtungsuntersuchungen bei den *Araucarieae* und *Taxodieae*, so daß ich meine diesbezüglichen Angaben von den *Abietineae* verallgemeinern mußte und so nicht ausgeschlossen ist, daß sich bei diesen Verhältnisse vorfinden, die ihre Verwandtschaftsverhältnisse, wie sie die Phytopaläontologie uns zeigt, noch weiter klären helfen.

Bei der zweiten Entwicklungsreihe findet man, daß gerade die *Bennettitaceae* das Bindeglied zwischen *Cordaitaceae* und *Cupressineae* herstellen. Natürlich kann dies allein nicht maß-

[1] Potonié H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie.

gebend sein, doch können wir dieselben heute schwer irgendwo besser postieren und müssen von der Zukunft eine weitere Aufklärung erhoffen.

Mit kurzen Worten glaube ich folgendes Resumé geben zu dürfen: Die weibliche Blüte bei *Juniperus communis* ist eine endständige Einzelnblüte, keine Infloreszenz. Die Samenanlagen sind einfach umgebildete Blätter. Die weibliche Blüte zeigt einen der männlichen Blüte vollkommen analogen Bau. Die »Fruchtschuppen« sind demnach nicht als solche zu bezeichnen, sondern sie entsprechen vielmehr einem Arillargebilde.

Die Phyllogenie der Gymnospermen betreffend glaube ich nach dem derzeitigen Stande der Untersuchungen sagen zu können, daß wir bei diesen zwei große Entwicklungsreihen vorfinden, deren eine durch die *Cycadophyta* etc., *Gingkoaceae*, *Araucarieae*, *Toxodieae*, *Abietineae*, *Taxaceae* gebildet wird, die andere von den *Cordaitaceae*, *Bennettitaceae*, *Cupressineae*.

Benützte Literatur.

Eichler, »Die Gymnospermen«, in Martius, Flora brasiliensis.

Goebel, Organographie der Pflanzen.

Hofmeister W., Handbuch der physiol. Botanik, III. Bd.

— Übersicht neuerer Beobachtungen der Befruchtung und Embryobildung der Phanerogamen, 1856.

Juel, H. O., »Über den Pollenschlauch von *Cupressus*«. Flora, 1904.

Luerssen, Handbuch der system. Botanik, II.

Mohl, H. v., »Über die männlichen Blüten der Koniferen«, in Verm. Schriften bot. Inh., 1845.

Norén, »Über die Befruchtung bei *Juniperus communis*«. Arkiv f. Botanik, Bd. III.

Oerstedt, Videnskabelige Meddeleser fra den naturhist. Forening i Kjöbenhavn, 1864.

Parlatore, Flora Italiana, IV.

Payer, Rapport fait à l'académie des sciences sur un mémoire de M. Baillon intitulé Recherches organogéniques sur la fleur des Conifères, 1860.

Penzig, O., Pflanzen-Teratologie, II.

Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie.

Renault, M. B., Flore Carbonifère, Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle, Paris, 1879.

Renner O., »Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*«, Flora, 1904.

Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1873.

Schlechtendal, D. F. L. v., Botanische Zeitung 1862.

Solms-Laubach, Einleitung in die Paläophytologie.

Strasburger Ed., Die Koniferen und die Gnetaceen.

— Lehrbuch der Botanik.

— Hist. Beitr., IV.

Warming, Handbuch der syst. Botanik, 1902.

Wettstein R. v., Handbuch der syst. Botanik, II, 1.

Erklärung der Zeichnungen.

Tafel I.

Fig. I. Längsschnitt durch eine ♀-Blüte Anfang Mai. Der Nucellus ist verschrumpft.

Fig. II. Draufsicht einer weiblichen Blüte von demselben Stadium wie Fig. I. Das Objekt war bereits welk, als es gezeichnet wurde. Im frischen Zustande ist es natürlich frei von Runzeln.

Fig. III. Querschnitt durch einen Integumenthals, dessen Mikropyle von den Verschlußzellen *(v)* versperrt ist.

Fig. IV. Querschnitt durch einen Integumenthals, in dessen Mikropyle sich eben die Verschlußzellen *(v)* ausbilden.

Fig. V und VI. Fig. VIII bis X. } Skizzen von Querschnitten zweier Blüten, welche zwei verschiedene Arten der Samenanlagenverteilung in der Blütenregion darstellen.

Tafel II.

Fig. I. Derselbe Schnitt wie Taf. I, Fig. I, jedoch stärker vergrößert; zeigt deutlich die »Verschlußzellen« *(v)*.

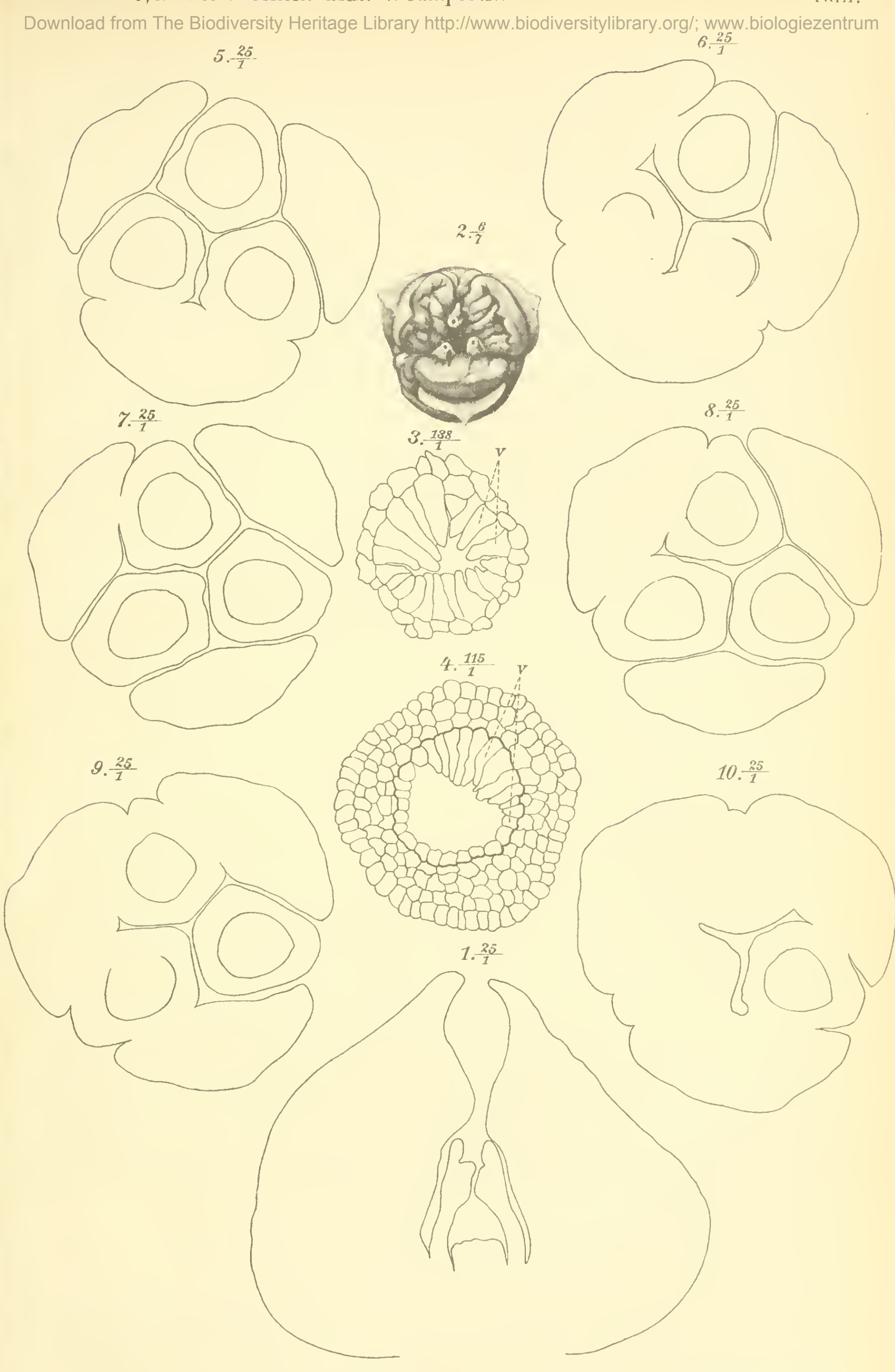
Fig. II bis IV. Drei aufeinanderfolgende Schnitte einer Blüte zur Darstellung einer weiteren Möglichkeit der Samenanlagenverteilung in der Blüte.

Fig. V und VI, VIII und IX. Schnitte aus einer Serie. Sie zeigen die direkte Entstehung der Samenanlagen an der Sproßachse in ganz analoger Weise wie die Schuppenblätter. Der Sproß ist in diesem Objekt nach Ausbildung der Samenanlagen noch nicht abgeschlossen, sondern setzt sich noch weiter fort, wie Fig. VIII und IX zeigen.

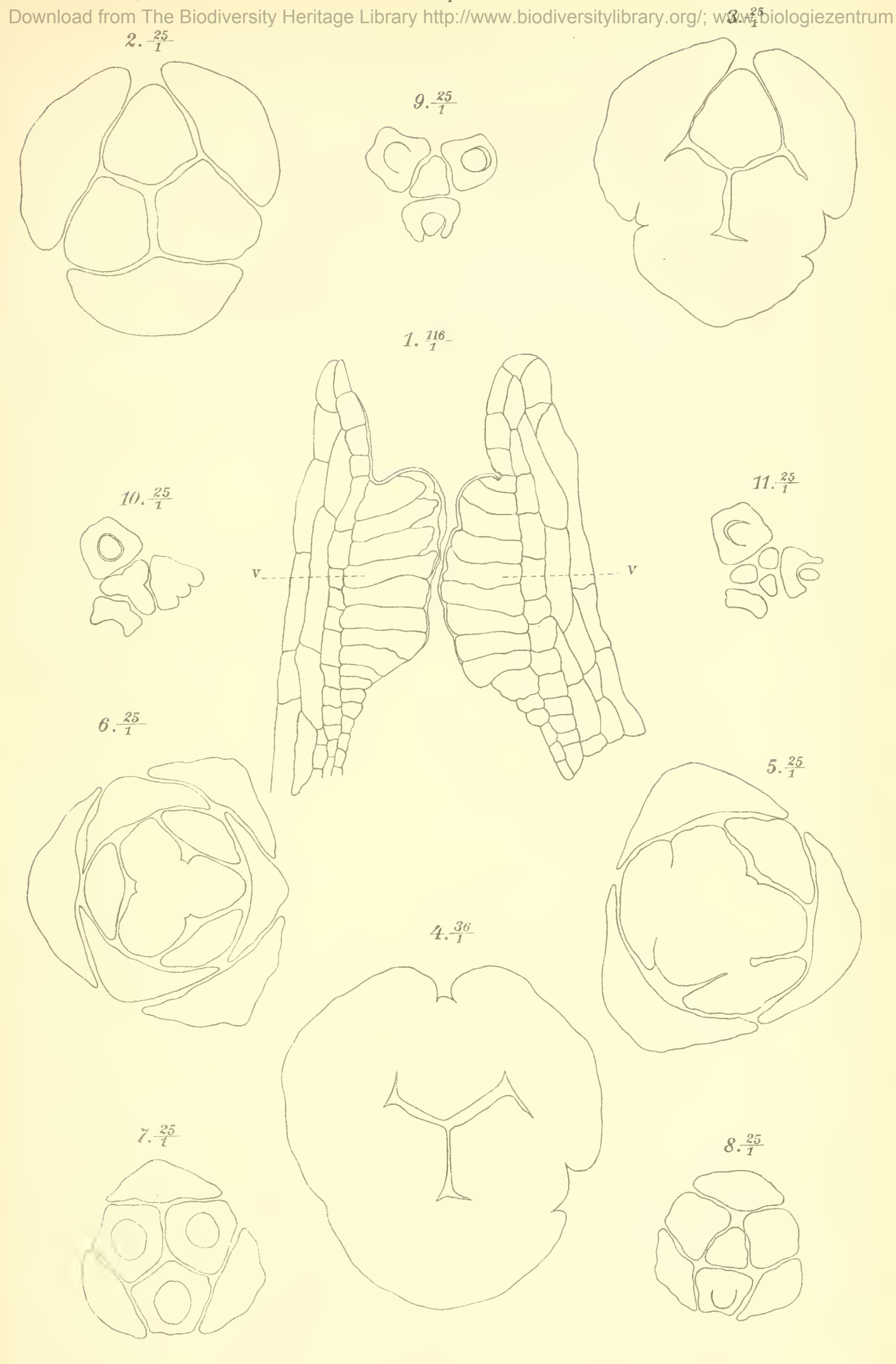
Fig. VII. Mit Ausbildung der Samenanlagen ist der Sproß meist abgeschlossen.

Fig. X und XI. Fortsetzung des Sprosses nach der Samenanlagenausbildung und seine weitere Teilung in drei Blattanlagen.





Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien



Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.